

Review:

EL PROBLEMA DEL CONTROL ENDOCRINO Y METABOLISMO ENERGETICO INVOLUCRADOS EN LA MIGRACION DE LOS PECES: UNA APROXIMACION

THE PROBLEMS OF ENDOCRINE CONTROL AND ENERGETIC METABOLISM INVOLVED IN FISH MIGRATION: AN APPROXIMATION

Rodrigo G. González*

RESUMEN

El objetivo del presente trabajo es dar a conocer un análisis de la información existente en lo referente al problema del control endocrino y metabolismo energético involucrados en la migración de los peces.

En términos hormonales, la migración vertical y horizontal de los peces parece estar potenciada, por un ciclo tiroideo y otro gonádico. El primero debería estar relacionado con la optimización del uso de energía y el segundo con los forzantes biológicos de la migración. En ambos casos existe una sincronización entre las señales endógenas y las variables ambientales a través de la estacionalidad.

Energéticamente, la disposición del patrón muscular, sus combinaciones y los hábitos de los peces estarían involucrados en la determinación del tipo de metabolismo (aeróbico-anaeróbico) a desarrollar durante la migración. En especial, la migración vertical posee un fuerte componente relacionado con el metabolismo anaeróbico y particularmente con el ácido láctico, como principal producto de acumulación de esta vía en los peces. Las adaptaciones de estos animales para sobrellevar la condición de hipoxia ambiental y/o fisiológica están relacionadas con la capacidad de las especies en particular para equilibrar y/o depurar el lactato desde los órganos donde se produce su mayor acumulación. En relación a la combinación hipoxia-profundidad, el desarrollo del metabolismo anaeróbico se relaciona con un escalamiento potencial positivo entre la actividad enzimática involucrada en este metabolismo, y el tamaño corporal de los individuos. Así, el aumento de presión sugiere una tendencia general hacia la depresión de la actividad enzimática. La razón de esta depresión se hipotetiza como una disminución sobre la fluidez de las membranas biológicas.

Finalmente, y en el contexto de la producción continua de

moléculas altamente energéticas durante el nado prolongado, se analiza la problemática de la carga de compuestos adenilados, que independientemente de la vía de producción, debe ser termodinámicamente favorecida para que tenga lugar la contracción muscular.

En consecuencia, la migración puede interpretarse como un proceso sincronizado que debería corresponder a la conjunción de los factores ambientales y endógenos que generan como resultado un movimiento en una escala variable, pero necesariamente coordinado, tanto en la dirección espacial, como en la dirección termodinámica de los procesos que rigen la historia de vida de una especie en particular.

PALABRAS CLAVES: Tiroides, anaerobiosis, hipoxia, láctico dehidrogenasa, carga de edenilato.

ABSTRACT

The aim of this review is presents the analysis of the information of the endocrine control and energetic metabolism involved in fish migration.

In hormonal terms, vertical and horizontal fish migrations seem to be conducted by a thyroid and gonadic cycle. First one should has a relationship with the energy performance use, and the second one must be related with the biological forcing of migration. In both cases there is a synchronization between the endogenous signals and environmental variables through the seasons.

In energetic terms, red-white muscle types arrangement and the fish behavior, seems to determine the metabolism kind (aerobic or anaerobic metabolism), that it will be developed during the migration. Especially, vertical migration has a relationship with anaerobic metabolism and furthermore, with the lactic acid production as a principal product from this kind of metabolism in fish. Fish adaptation to survive in an environmental and/or physiological hypoxic condition seems to has a relationship with the species that are to able to get a buffer internal condition or to depurate the lactic acid from the tissues where it is produced. Hypoxic conditions with the deep suggest an increase in

* Programa de Doctorado en Oceanografía. Departamento de Oceanografía. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción. Casilla 160-C. e-mail: rogonzal@ndec.cl

anaerobic metabolism because it had been observed as scaling between the organisms size and anaerobic enzymatic activity. In this way, pressure increase is associated with a general trend forward to a metabolic depression. This depression has been interpreted as a fluidity decrease of biological membrane.

Finally, this work analyze the problem of adenilate charge in fish migration, because without considering the aerobic and/or anaerobic pathways of energy production, it must be produced in a thermodynamic favorable way, because they are necessary to get a muscular contraction.

In this way, fish migration can be interpreted as a synchronized process that it must be corresponding with an environmental and endogenous factors conjunctions that it result in a variable scale movement, but coordinating both, in an spatial direction as in the thermodynamic process that conduce the life history of a particular species.

KEYWORDS: Thyroid gland, anaerobiosis, hypoxia, lactic dehydrogenase, adenilate charge.

INTRODUCCION

Aspectos generales de la migración de los peces

La migración es un fenómeno común en los peces. Las consecuencias son no tan sólo en el hecho del cambio de posición de un cuerpo en el espacio, sino que también en lo referente a la historia de vida de una especie. Un enfoque amplio de esta temática debe incorporar los aspectos reproductivos, de crianza y alimentación, los cuales se encuentran representados en el triángulo de Jones (Cushing, 1975).

Los peces pueden migrar ya sea en la dirección horizontal y/o en la vertical. Un ejemplo bien documentado del primer caso es la migración de los salmones. Estos eclosionan en agua dulce, donde permanecen en sus primeros estadios de vida hasta la etapa de esmoltificación, cuando comienzan su movimiento hasta el mar. En el ambiente marino ocurre su crecimiento y el comienzo de la maduración que concluye al volver a su lugar de origen (Hellawell *et al.*, 1974; Greenstreet, 1992). Así también la migración horizontal del jurel (*Trachurus symmetricus*) en Perú ha sido descrita por Kashirin *et al.* (1994), en términos espaciales y con respecto al evento del "El Niño". En Chile, estudios sobre la migración de esta especie han sido realizados por Serra (1991) y Grechina & Arcos (1995).

En el caso de la migración vertical, la literatura describe la "ley de Heincke" planteada en 1913 (Cushing, 1975), en la cual se establece que los peces

pequeños viven y crecen en las áreas de crianza más someras, mientras que los peces grandes buscan la profundidad tratando de encontrar seguridad contra los predadores. Una situación similar ocurre con *Sebastes diploproa* (Boehlert, 1981), el que migra hasta encontrar el máximo cambio térmico en la columna de agua.

En el caso de una migración horizontal que cubre una gran distancia, un parámetro crítico es la optimización en la utilización de la energía. Esto sugiere una sincronización con respecto al estado fisiológico de la biomasa que está migrando. En tanto, en la migración vertical, aparte de la limitación energética propia de todo movimiento y el problema de la flotabilidad (Oyarzún *et al.*, 1988), existen entre otros, la disminución de oxígeno disuelto, especialmente en las áreas de mínima de oxígeno (Kamykowski & Zentara, 1990); el aumento de presión y disminución de temperatura con la profundidad. Este hecho cobra especial relevancia en el caso de los peces que habitan las costas chilenas, frente a las que se ha descrito una corriente subsuperficial o corriente de Günther, con una fuerte disminución en la cantidad de oxígeno disuelto, con respecto a la superficie y al agua más profunda a esta corriente (Sievers & Silva, 1975; Silva & Neshyba, 1979).

Una aproximación matemática al entendimiento del costo energético de la migración en relación a la energía gastada en la producción de huevos, así como el costo y ventajas involucradas en la formación de cardúmenes y su relación con las características evolutivas y demográficas de algunas especies, se encuentra descrito por Roff (1988). Bajo los considerandos de la hipótesis trabajo, el autor dedujo que las especies migratorias deberían ser relativamente de mayor longitud, de maduración tardía, de un tamaño relativamente grande y un crecimiento más bien rápido. Todas estas predicciones anteriores son consistentes con los datos obtenidos de peces marinos que habitan en el hemisferio norte a temperaturas intermedias (Roff, *op. cit.*).

Dado todo lo anterior y considerando a la migración como un fenómeno común de los peces, y especialmente de las especies marinas, el objetivo de este trabajo es dar a conocer el análisis existente en la literatura en lo referente a la problemática del control endocrino y especialmente del metabolismo energético involucrado en la migración de los peces.

Fenómeno: En el Diccionario Aristos de la Lengua Española, la definición de esta palabra en su primera acepción corresponde a: "toda manifestación de la materia o de la energía", luego ésta es la acepción que operacionalmente se usa en el texto (ver Diccionario Aristos, 1980).

Aspectos endocrinos de la migración

La distribución de los peces y el fenómeno de la migración están íntimamente ligados a la historia de vida de una especie, la que está fuertemente determinada por los factores ambientales tales como pH, salinidad, temperatura, oxígeno y fotoperíodo (Ezzat & El-Serafy, 1977; Davenport & Sayer, 1993), cuya conjunción desencadena una serie de eventos a nivel de la regulación endocrina que dan inicio, mantienen y finalizan el movimiento migratorio (Bayley, 1973).

Se ha demostrado que los movimientos migratorios en peces coinciden con los períodos de actividad positiva o negativa de la glándula tiroidea, lo que ha sugerido que la migración y la actividad tiroidea están íntimamente relacionadas (Woodhead, 1959; 1966). Así, la sincronización del inicio de la migración en salmones ha sido atribuida a cambios en los niveles plasmáticos de las hormonas tiroideas (Dickhoff *et al.*, 1983), las que se encuentran presentes en los peces óseos a pesar de no existir un órgano diferenciado como tiroides (Woodhead & Bryant, 1981; Bone *et al.*, 1995). La importancia del cambio de las concentraciones tisulares y plasmáticas de las hormonas tiroideas tiene relación con el efecto regulador de estas moléculas sobre el metabolismo energético del organismo (Dickhoff *et al.*, 1983). Esta regulación, además, debería poseer una importante componente estacional relacionada con el ciclo gonádico, como ha sido demostrado para este tejido en *Merluccius gayi* (Campos, 1982).

En salmón rosado (*Oncorhynchus gorbuscha*) se ha determinado una disminución plasmática de los niveles de 3,5,3'-Tri-iodotironina (T_3) y 3,5,3',5'-Tetra-iodotironina (tiroxina o T_4) en los individuos que migran desde el mar al río. Sin embargo la disminución es mayor en machos que en hembras (Leatherland *et al.*, 1989). También se ha determinado que junto a la disminución de las hormonas tiroideas, simultáneamente, hay un aumento de las hormonas gonadotróficas, lo que indicaría la maduración gonadal (Leatherland *et al.*, 1989). El estudio anterior es consistente con lo descrito para la trucha *Oncorhynchus mykiss* (= *S. gairdneri*) (Birsk *et al.*, 1985). En este organismo al inyectar tiroxina (T_4) a individuos que habían comenzado a migrar, la tendencia al movimiento en cardumen disminuye notablemente. Esta situación es contrastante con lo ocurrido con los controles inyectados con solución salina y tiourea (substancia que destruye las células produc-

toras de T_4), los que continuaron la tendencia a la migración sin mostrar alteraciones. En salmón del Atlántico *Salmo salar* también se ha determinado la disminución progresiva de los niveles de T_3 y T_4 a medida que los peces penetran en el río (Youngson & Webb, 1993). Sin embargo Youngson & Webb (1993) también consideraron el estado de desarrollo con respecto a los niveles de las hormonas tiroideas. Esto estableció que durante el invierno, en los peces inmaduros y localizados fuera de la costa, los niveles de T_4 eran muy bajos con respecto a los peces capturados en primavera. En estos últimos los niveles de T_4 aumentaron conjuntamente con la aparición de evidencia del inicio de la maduración gonádica. Posteriormente los niveles de T_4 disminuyen a medida que el pez penetra en el río. Toda esta información es consistente con la hipótesis que el nivel de la actividad motora en salmones que migran está determinado por el estatus tiroideo (Woodhead, 1959; 1966).

En la migración vertical también se ha descrito que el estatus tiroideo posee gran importancia sobre todo en lo referente a inicio del movimiento en cardumen. Esto ha sido estudiado en prejuveniles de *Sebastes diploproa* (Boehlert, 1981), los que migran desde aguas templadas superficiales del Pacífico norte hasta profundidades de 200 a 500 metros, donde encuentran el máximo cambio térmico. El trabajo de Boehlert (*op.cit.*) propone para esta especie la existencia de un umbral dependiente de la temperatura, sobre el cual comenzaría la hipertrofia de las células tiroideas foliculares que deberían estar relacionadas con el umbral fisiológico que gatillaría la migración vertical. Al mismo tiempo el estudio establece que los fotoperíodos cortos (8 horas luz: 16 horas oscuridad) también serían capaces de producir la hiperplasia e hipertrofia de las células tiroideas foliculares. Así los resultados de Boehlert (1981) sugieren que el inicio de la migración vertical estacional es controlada por la razón de cambio del fotoperíodo sujeto a un programa endógeno dependiente de la temperatura.

Indudablemente y como ya ha sido establecido, la migración es un proceso acoplado a otro dentro de la historia de vida de una especie (Cushing, 1975). En particular, la regulación endocrina de la reproducción parece poseer preponderancia sobre el resto del estatus hormonal de un organismo. Lo anterior es consistente con lo propuesto por Baggerman [1958, 1972 (*vide* Papitsch *et al.*, 1981)], quien establece que la maduración gonádica en teleósteos es un proceso cíclico que ocurre a intervalos regulares de tiempo, que

dependen de una combinación de factores externos especiales para cada especie y de los llamados factores intrínsecos o endógenos, controlados por el reloj biológico. La conjunción de todos estos factores daría como resultado el desove, siempre y cuando las condiciones ambientales sean las más favorables para el crecimiento de los alevines. Sin embargo, la sincronización de este proceso en el inicio de la migración, especialmente en salmones, podría corresponder a señales químicas liberadas al ambiente por parte del macho o la hembra. En el caso de la trucha arcoiris (*O. mykiss*) se ha demostrado que la orina de la hembra posee una feromona que causa el rápido aumento de los niveles plasmáticos de 17 α ,20 β -hidroxi-4-pregnan-3-ona y testosterona en machos (Scott *et al.*, 1994; Vermeirssen *et al.*, 1997). Además, en salmón rosado (*O. gorbuscha*) se ha demostrado que existen cambios en los parámetros reproductivos durante la migración de desove (Dye *et al.*, 1986). Este salmón toma aproximadamente dos semanas para migrar 333 Km en contra de la corriente hasta llegar al lugar de desove. Ambos sexos penetran en el río en un avanzado estado de madurez sexual. El trabajo de Dye *et al.* (*op. cit.*) establece para las hembras que: (i) tanto el nivel plasmático de 17 β -estradiol como de vitelogenina disminuyen rápidamente durante la migración, llegando a ser mínimos al momento del desove, (ii) la concentración plasmática de 17 α ,20 β -Progesterona aumenta rápidamente hasta hacerse máxima al arribar al lugar del desove, (iii) los niveles de gonadotropina también aumentan rápidamente durante la migración siendo máximo en los peces cansados (extenuados) y (iv) la testosterona aumenta durante la migración, pero disminuye al momento del desove. En los machos se observó un patrón inverso, por ejemplo, los niveles plasmáticos de la testosterona y 11-ketotestosterona disminuyen durante la migración, pero aumentan rápidamente al llegar al lugar de desove, posiblemente debido al estímulo de feromonas (Vermeirssen *et al.*, 1997). Los cambios endocrinos observados en el estudio de Dye *et al.* (1986) representan otra evidencia de la sincronización fisiológica de los individuos que migran. En caso de los salmones, la sincronización se hace evidente en el control hormonal de los estados finales de la reproducción y más específicamente al final de la maduración de los ovocitos y la ovulación en las hembras. El mismo concepto de sincronización está ligado a los estados finales de la espermiogénesis y liberación de los gametos en los machos (Dye *et al.*, 1986).

En el establecimiento de relaciones entre la migración y otros procesos asociados a cambios endógenos producidos por cambios en el ambiente, Pollock (1984) encuentra una relación entre migración, reproducción y nutrición en *Acanthopagrus australis*. El trabajo propone que la migración es un proceso necesario para el normal desarrollo del ovocito, debido al aumento de la fecundidad de éstos observado en los individuos que migran, en comparación con grupos de la misma especie y tamaño que no migran. En ambos grupos de estudio ocurre la maduración gonadal a expensas de las reservas de lípidos acumuladas en la época de mayor abundancia de alimento. Sin embargo, Pollock (1984) propone que la tendencia de un grupo de peces a no migrar podría corresponder al envejecimiento. En este contexto, el estudio de Svedäng & Wickström (1997) en *Anguilla anguilla* sugiere que la acumulación de energía para la migración es un parámetro crítico que determinaría la ocurrencia del evento, en la que un bajo contenido de grasa en las hembras indicaría una reserva energética insuficiente para la migración y el desarrollo gonádico. Sin embargo, estos autores no consideran que la observación también podría interpretarse como un indicio del tipo de combustible metabólico utilizado en la migración de esta especie.

Aspectos del metabolismo energético involucrados en la migración

Metabolismo energético y migración horizontal

Puesto que la migración involucra directamente el movimiento de un cuerpo en el espacio, existe un parámetro energético involucrado en este movimiento. Este cambio puede ocurrir utilizando la energía conservativa del ambiente, como es el caso de los organismos pequeños que pueden migrar al ser pasivamente arrastrados por una corriente (Parrish *et al.*, 1981). No obstante, cuando el movimiento es producido activamente, el componente energético involucrado en el gasto muscular durante el nado prolongado es un objeto importante de estudio.

Sobre la base de las propiedades bioquímicas e histoquímicas, se acepta generalmente que la musculatura de los peces se encuentra compuesta por tres tipos de fibras: rojas, blancas y rosadas (Driedzie & Hochachka, 1978). El músculo rojo posee un metabolismo predominantemente aeróbico, representado

histoquímicamente por una gran cantidad de hemoglobina, mitocondrias y enzimas asociadas a las vías características de este tipo de actividad. A pesar de que en algunas especies el músculo rojo puede no existir (*Raja radiata*, *Raja clavata*, *Raja batís*, *Agonus capricirphar*, *Callionymus lyra*, *Brama brama* y *Beryx decodactylus*), en la mayoría de las especies puede variar entre un 5 a 26 % del peso corporal total (Greer-Walker & Pull, 1975). En cambio, la musculatura blanca posee un metabolismo predominantemente anaeróbico, que, en contraste con la fibra roja, está caracterizado por una baja irrigación y enzimas asociadas a las vías anaeróbicas clásicas (Talesara & Urri, 1987; Proctor *et al.*, 1980; Gillerman, 1980; Hoyle *et al.*, 1986; Gill *et al.*, 1982; Carpen *et al.*, 1982). Sin embargo, considerando la capacidad aeróbica de toda la masa corporal, la musculatura blanca y las vísceras (e.g. hígado) pueden ser responsables de gran parte del consumo de oxígeno en los peces. Así, la participación del músculo rojo podría llegar a ser mínima (Goolish, 1991a).

Las fibras rosadas son las menos estudiadas, pero al parecer éstas poseen propiedades bioquímicas intermedias a las anteriores (Driedziec & Hochachka, 1978). Sin embargo, la información correspondiente a este tipo de fibras es muy limitada y dado su escasa participación en la locomoción de los peces, no serán tratadas en este trabajo.

Funcionalmente se ha descrito que la musculatura roja sería la utilizada durante la natación a velocidad de "crucero", o natación prolongada y la musculatura blanca sería utilizada durante la natación "explosiva", o de corta duración, pero a gran velocidad (Driedziec & Hochachka, 1978; Goolish, 1991b). Sin embargo, en algunos tiburones se ha determinado que la musculatura blanca iría en apoyo de la musculatura roja durante la natación prolongada (Kryvi & Totland, 1978). Algo similar se ha observado en carpa dorada (*Carassius carassius*), donde a medida que se incrementa la velocidad de natación, un mayor número de fibras blancas se suman al trabajo aeróbico de las fibras rojas (Johnson & Goldspink, 1973).

Uno de los enfoques más usados para determinar el gasto de energía durante la natación es la determinación del consumo de oxígeno (Wadde *et al.*, 1996), el cual también puede ser realizado en tejidos aislados (Mwangangi & Mutungi, 1994). El consumo de oxígeno de un pez en actividad puede incrementarse en 10 veces sobre el estado de reposo, siendo gran parte de este aumento debido a la activi-

dad del músculo rojo (Driedziec & Hochachka, 1978). En truchas, se ha observado que mientras el animal nada más rápido, el cociente respiratorio también se incrementa, llegando a valores de 1.0, lo que sugiere un incremento en el consumo de carbohidratos con el aumento de la actividad. Sin embargo, en *C. auratus* frente al nado prolongado el cociente respiratorio cae a 0.8, esto indica que en algún punto de la actividad el pez deja de consumir carbohidratos y comienza a consumir grasas o proteínas como fuente de energía (Driedziec & Hochachka, *op. cit.*). La problemática que se presenta entonces es el cambio entre un metabolismo aerobio, anaerobio y las fuentes de energía que se utilizan durante el nado prolongado.

Hunter (1971) utilizando *T. symmetricus* determinó la relación entre el tiempo de nado y la velocidad de éste, basado en un tiempo de fatiga para el 50% de los peces analizados. La forma de la curva fue exponencial durante los primeros 22 minutos y finalmente lineal. Pritchard *et al.* (1971) dan una explicación parcial para la segmentación de la curva, basado en la determinación de la concentración de glicógeno, ácido láctico y grasas. Para la fase exponencial de la curva, la fatiga de los peces fue correlacionada con el agotamiento de los depósitos de glicógeno en el músculo blanco e hígado, pero no en el músculo rojo. La porción lineal fue correlacionada con el agotamiento del glicógeno en todos los tejidos. En el estudio de Hunter (1971) la concentración de ácido láctico fue alta en toda la curva pero no mostró consistencia con la forma de la curva y la fatiga. Esto podría deberse a que no se consideró el tiempo de recuperación de los individuos y tampoco se informa el porcentaje de mortalidad. En salmonidos este tiempo puede llegar a más de doce horas después del ejercicio (Wood *et al.*, 1983). Finalmente el trabajo de Pritchard *et al.* (1971) establece que los lípidos no tuvieron cambios significativos en ninguna parte de la curva, por lo que no tendrían relación con la fatiga. Este perfil bioquímico sugiere que *T. symmetricus* utilizaría para nadar, mayoritariamente, el catabolismo de carbohidratos, siendo anaeróbico en la musculatura blanca durante el nado explosivo y aeróbico en ambos músculos durante el nado prolongado. Estos resultados contrastan con la mayoría de los peces no pelágicos, en los que el catabolismo de carbohidratos sólo estaría presente en el músculo blanco durante el nado explosivo, pero en condiciones aeróbicas la musculatura roja utilizaría lípidos (Bone, 1966; Hudson, 1973; Bilinski, 1974).

Pritchard *et al.* (1971) han especulado que esta diferencia metabólica podría representar una especialización de *T. symmetricus* y otras especies pelágicas (e.g. escómbridos y carángidos) para nadar a altas velocidades, considerando la diferencia en la eficiencia energética entre el metabolismo aeróbico y anaeróbico. Estos autores, también puntualizan que, en la posibilidad de que *T. symmetricus* nade a velocidades menores que las utilizadas en el experimento, éste puede utilizar sólo la musculatura roja catabolizando lípidos aeróbicamente. Sin embargo, Gordon & Belman (1981) en una extensa revisión del tema proponen la idea de un trabajo aeróbico para ambas musculaturas en especies epipelágicas, contrastado con la visión clásica para especies no pelágicas, de la separación del metabolismo aeróbico y anaeróbico en la musculatura roja y blanca, respectivamente.

También se ha estudiado la utilización de proteínas como fuente controlada de energía. No obstante este uso se opone al concepto de que las proteínas, por ser en elementos estructurales y funcionales, su utilización para la producción de energía sería limitada y sólo favorecido en situaciones extremas, como la inanición (Lehninger, 1983). Más específicamente, en peces, el catabolismo de proteínas ha sido resumido en la utilización de aminoácidos como una importante fuente de energía durante el nado prolongado (Driedzie & Hochachka, *op. cit.*). En este punto, se ha puesto gran atención en la utilización de glicina e histidina libre. Estos aminoácidos están presentes en el músculo de los peces, llegando a ser el 50% del conjunto de aminoácidos libres presentes en este tejido (Driedzie & Hochachka, *op. cit.*). La utilización de glicina por el músculo implica su transformación a glucosa por la vía gluconeogénica. En tanto, el catabolismo de la histidina implica la desaminación y producción de NH_4^+ como desecho (Lehninger, 1983). Consistentemente, se ha observado un cambio en la concentración tisular de histidina libre durante la migración del salmón sockeye, lo que sugiere su utilización por medio de una vía oxidativa (Driedzie & Hochachka, *op. cit.*).

Aunque durante la búsqueda del material bibliográfico para esta revisión no se encontró ninguna referencia sobre la histidina y el metabolismo del jurel (*T. symmetricus*), esta temática debe ser revisada más acuciosamente al considerar que esta especie posee una de las más altas concentraciones de histidina libre determinada en peces (Mendoza *et al.*, 1992). Este aminoácido ha sido descrito como uno de los

mayores problemas de la explotación del recurso dada su tendencia a formar histamina por descomposición bacteriana (Zaldivar, 1992). La histamina, como la mayoría de las aminas biogénicas, está sujeta a un estricto control de calidad, como producto de las consecuencias de estos compuestos en la nutrición animal (Castro, 1991).

El metabolismo energético y el combustible que debe ser utilizado por los peces durante el nado deberían estar relacionados con su condición de poiquiloterms, dado la fuerte influencia de la temperatura sobre el metabolismo. Davenport & Sayer (1993) han tratado esta temática como una variable determinante en la distribución de los peces, relacionando la temperatura, tasa metabólica y la localización latitudinal de una especie en particular. Sin embargo, se ha determinado que el metabolismo aeróbico durante el nado a velocidad de "crucero" de *T. symmetricus* parece ser independiente de la temperatura (Gordon & Belman, 1981), esto sugiere que esta especie, desde una perspectiva energética, podría cruzar distintas masas de agua sin la necesidad de seguir una isoterma. No obstante, como también se establece en el trabajo de Gordon & Belman (*op. cit.*), el metabolismo aeróbico en esta especie es directamente dependiente de la temperatura cuando el pez nada a baja velocidad, lo que sugiere que los ambientes fríos (10°C) serían óptimos para el descanso y la alimentación. Esto es consistente con las bajas temperaturas de los centros de surgencia (Arzhanova *et al.*, 1994), donde se ha registrado una alta captura de jurel (ver revisión en Arcos, 1998).

Metabolismo energético y migración vertical

Al considerar un posible perfil bioquímico de la migración de los peces se puede inferir que en un movimiento horizontal el efecto de la razón de cambio de las variables (temperatura, oxígeno, presión y salinidad) como función del espacio, es mínimo en comparación con la razón de cambio de estas mismas variables durante el descenso en la columna de agua. Más aún, exceptuando la salinidad, el cambio en la columna de agua de todas estas variables podría ser determinante sobre el tipo de el metabolismo energético de los peces que migran verticalmente, con frecuencia estacional o diurna-nocturna (Hochachka 1980).

La presencia de zonas de mínimo oxígeno en la columna de agua está distribuida en diversos luga-

res del planeta. Esta condición puede ser producto de una restricción física al flujo del agua bajo la capa de mezcla, debido a un cambio de densidad, como ocurre en el Mar Negro, Mar Báltico, Trincheras de Cariaco y en algunas lagunas costeras y fiordos (Valiela, 1984). No obstante, la condición de bajo oxígeno también puede ocurrir bajo la zona fótica de amplias áreas oceánicas, asociadas a una alta productividad primaria y alto consumo de oxígeno heterotrófico, como ocurre al norte y sur del Ecuador en el Pacífico oriental (Deuser, 1975). Frente a las costas de Chile, la condición de bajo oxígeno ha sido descrita por Sievers & Silva (1975) y Silva & Neshyba (1979), donde esta condición se extiende a lo largo de la costa, sobre la plataforma continental y talud (Alheit & Bernal, 1993), y se hace más débil (menor déficit de O_2) y más profunda (250 m), en la zona sur (Grados, 1988).

En este contexto, las especies que viven o migran a través de áreas donde existe una zona de mínimo de oxígeno se presentan como un interesante objeto de estudio en lo referente a las adaptaciones a nivel bioquímico/fisiológico que evolutivamente debieron ser desarrolladas como producto de esta forzante ambiental. Estas adaptaciones apuntan especialmente hacia el desarrollo de vías metabólicas anaeróbicas para la obtención de energía. Las características y roles funcionales definen dos tipos mayores de vías metabólicas anaeróbicas en el reino animal. Las primeras son de alta eficiencia y baja tasa de producción de energía, destinadas a sobrevivir durante la anoxia. Las segundas son de baja eficiencia y alta tasa de producción de energía, utilizadas en la mantención de la tasa metabólica en condiciones hipóxicas (ambiental o fisiológica) (Livingstone, 1983). Sobre estas últimas, la más ampliamente difundida es la vía del lactato, que se caracteriza por utilizar un solo sustrato (piruvato) y obtener un producto final (lactato), a expensas de grandes depósitos endógenos de energía (glucógeno). En esta misma línea, también se encuentra la vía de las opinas, la que requiere de dos sustratos (piruvato + aminoácido; aminoácido = arginina o alanina o glicina) para producir un solo producto (octopina o alanopina o strombina, respectivamente). La dependencia de dos sustratos por parte de la vía de las opinas podría generar, teóricamente, un menor potencial energético con respecto a la vía del lactato, aunque ambas vías tienen el mismo rendimiento energético de 3 ATP (Livingstone, 1983). Con respecto a los productos finales de estas vías

metabólicas, el lactato es 20 veces más ácido que la octopina (Zammit, 1978), por lo que su acumulación puede generar más rápidamente una condición de acidosis metabólica y la muerte del individuo (Wood *et al.*, 1983).

En peces, la vía anaeróbica más ampliamente desarrollada en el contexto de la adaptación a la hipoxia funcional o ambiental es la vía de producción y acumulación de lactato a partir de piruvato. Al respecto, se ha puntualizado que la acumulación de este metabolito es producto de la activación del metabolismo anaeróbico inducido por la hipoxia fisiológica o funcional, lo que resulta en una disminución de los depósitos de energía como ATP, fosfocreatina, glucógeno y otros (Dando, 1969; Pritchard *et al.*, 1971; Hochachka, 1980; Livingstone, 1983; Van den Thillart *et al.*, 1994; Vetter *et al.*, 1994; Dalla Via *et al.*, 1997). Sin embargo, la formación de etanol también ha sido detectada en estos organismos, tanto en hipoxia como en anoxia (De Zwaan & Van den Thillart, 1985; *vide* Livingstone, 1991). Una tercera vía, exclusiva de la condición de anoxia, es la síntesis de ácidos grasos a partir de Acetil-CoA (Hochachka, 1980).

El problema de la acidosis metabólica producida por la acumulación de lactato y el destino de este anión, ha sido estudiado desde el punto de vista de la legislación pesquera (Wood *et al.*, 1983), hasta la generación de conceptos como el de las especies liberadoras y no liberadoras de lactato (Dalla Via *et al.*, 1997). En el primer caso, Wood *et al.* (1983) establecen que la disposición de manejo pesquero en algunos países, de retornar al ambiente los peces atrapados con red o anzuelos, puede no tener sentido. Esta opinión está basada en el hecho que el ejercicio extenuante al que son sometidos los peces con estos artes de pesca produciría una acidosis metabólica por acumulación de ácido láctico, que conllevaría a la muerte de los peces liberados, entre las cuatro a doce horas post ejercicio. Con respecto al segundo caso (Dalla Via *et al.*, 1997), la clasificación de especies liberadoras y no liberadoras de lactato está relacionada con la depuración de este ácido tricarbóxico desde los tejidos de los peces, puesto que en ellos el ciclo de Cori (muy estudiado en mamíferos, ver Lehninger, 1983) es de menor importancia. Así, en los peces sólo el 2% de la depuración del lactato producido en hipoxia es debido a la gluconeogénesis hepática (Pagnotta & Milligan, 1991) y más del 80% del lactato generado es retenido en la masa muscular y liberado lentamente a la sangre (Milligan & Wood, 1986;

Milligan & Girard, 1993). Según lo observado, esta liberación genera dos tipos de especies: (i) los peces tipo peces planos que liberan a la sangre menos del 1% del lactato total producido en el músculo, y (ii) especies más activas como salmones, peces de cuerpo redondo y otras con mayor capacidad de nado, los que liberan a la sangre entre el 10 a 20% del lactato total producido en el músculo (Milligan & Girard, 1993). No obstante, existen casos intermedios que no se clasifican polarmente como los peces planos (no liberadores) y como los salmónidos (liberadores), como es el caso de *Gadus morhua* (Tufts, 1991), que posee una tasa intermedia de liberación de lactato a la sangre.

A pesar de la ausencia de vejiga gaseosa funcional en los peces planos, su flotabilidad negativa y por lo tanto su escasa capacidad natatoria (Van der Thillart *et al.*, 1994), éstos pueden desarrollar migraciones ontogénicas en la columna de agua (Vetter, 1994; Dalla Via *et al.*, 1997). Se ha determinado que la capacidad de estas especies para enfrentar el desafío de la falta de oxígeno puede ser determinante en el patrón de distribución espacial de ellas, cuando habitan en un gradiente de profundidad y de oxígeno (Vetter *et al.*, 1994). Estas observaciones nuevamente sugieren un perfil bioquímico (o estatus del medio interno), de la migración y de la distribución en el espacio.

Sobre la combinación disminución de oxígeno y aumento de presión que deben enfrentar los peces durante una migración vertical se ha postulado que el mayor efecto sobre la fisiología de éstos es una depresión general del metabolismo (Hochachka, 1980; Sébert *et al.*, 1993). Un buen modelo para estudiar la combinación de estas variables está representado en el metabolismo de los peces abisales. En estos organismos se ha determinado que la captación de oxígeno puede ser de 1/20 a 1/10 de la captación de oxígeno de los peces euritérmicos, lo que según Hochachka (1980) sería explicado por las bajas temperaturas de esta zona, sumando a la disminución de oxígeno y el aumento de la presión hidrostática.

Aparte de la depresión del metabolismo general estudiado a través del consumo de oxígeno, esta depresión también es sugerida por un estudio enzimático realizado por Vetter *et al.* (1994). Este estudio muestra que en peces planos existe un escalamiento negativo de la actividad específica de las enzimas láctico dehidrogenasa (LDH, enzima propia del metabolismo anaeróbico) y citrato sintetasa (CS,

enzima propia del metabolismo aeróbico), con respecto al aumento de profundidad (presión), disminución de la concentración de oxígeno y aumento de la masa corporal. Sin embargo, esta relación ha sido establecida para especies que habitan ambientes permanentemente con baja concentración de oxígeno y alta presión.

Una situación distinta debería ocurrir con las especies más móviles, que migran en la vertical estacional o diurna-nocturna o que penetran en algún grado en la zona mínima de oxígeno. Al respecto, Sébert *et al.* (1993) determinaron que un aumento de la presión hidrostática en *Anguilla anguilla* (101 atmósferas) produce un estado metabólico semejante al de la hipoxia, con una disminución en el consumo de oxígeno y una activación del metabolismo anaeróbico. En términos moleculares, el autor explica que el aumento de presión produciría una disminución de la fluidez de membrana y con esto una inhibición de todos los procesos que ahí ocurren (e.g. reducción de oxígeno molecular al final de la cadena transportadora de electrones). Así, la activación del metabolismo anaeróbico sería producto de los requerimientos energéticos, puesto que se debería activar una vía alternativa independiente del estado de la membrana. Esta posibilidad está radicada en las vías anaeróbicas, las que celularmente se ubican en el citoplasma. No obstante, la tendencia cuando la presión aumenta entre las 100 y 500 atm parece ser la depresión de toda actividad metabólica (incluida la anaeróbica), lo que genera una gran interrogante sobre la bioquímica asociada a las reacciones metabólicas de los peces abisales (Hochachka, 1980).

Tolerancia a la hipoxia

La interpretación más plausible de la migración vertical contempla aspectos de escape, alimentación, desarrollo ontogénico y reproducción, entre otros (Boehrlet, 1981). Como ya se ha discutido, en la migración vertical los organismos deben superponerse a un fuerte gradiente de las variables ambientales y principalmente tolerar la hipoxia ambiental o funcional. El enfoque más usado es la activación del metabolismo anaeróbico y principalmente la activación de la LDH. El problema asociado a la acumulación del producto de la actividad de esta enzima es la potencial descompensación y acidosis metabólica que puede conllevar a la muerte del organismo, al sobrepasar el rango fisiológico de pH celular. Así, la ma-

yor capacidad de tamponar o depurar el ácido láctico ha estado asociada con una mayor tolerancia a la hipoxia y más aún, la posibilidad de desarrollar un metabolismo anaeróbico en el cerebro, con un gradiente positivo de lactato entre este tejido y el plasma, parece estar asociada a especies altamente adaptadas a tolerar la hipoxia (Yu & Woo, 1987), como se ha observado en el teleosteo de respiración aérea, *Channa maculata*.

Sin embargo, las preguntas de, ¿cómo se activa, mantiene y finaliza el uso del metabolismo anaeróbico? aún no han sido contestadas. La proposición más reciente corresponde a una teoría unificada sobre la tolerancia a la hipoxia formulada por Hochachka *et al.* (1996), la que propone un mecanismo molecular de "defensa y rescate" para sobrevivir en condiciones de bajo oxígeno. La mínima utilización de energía debe suplir al menos: (i) la mantención del impulso nervioso (bomba $\text{Na}^+\text{-K}^+$ ATP dependiente), (ii) síntesis de proteínas para el metabolismo anaeróbico (e.g. LDH), (iii) síntesis de urea, y (iv) locomoción. Según este mismo autor, el éxito para tolerar la anaerobiosis debe contemplar esencialmente una fase de defensa, donde habría una detección y transducción de la señal de hipoxia, lo que activaría una señal neuronal con un: (i) aumento en la liberación de adenosina, (ii) disminución en la liberación de glutamato para un arreglo de la velocidad de conducción del impulso nervioso, (iii) supresión de la síntesis de proteínas del metabolismo aeróbico, (iv) igualar la demanda de ATP con la síntesis de éste. Posterior a la fase de "defensa", la fase de "rescate" contempla: (i) activación de la transducción de genes de las proteínas del metabolismo anaeróbico, (ii) supresión de los genes menos utilizados como los responsables de la codificación de las enzimas del ciclo de Krebs, y (iii) estabilización (consolidación) de una producción de ATP basal que asegure el funcionamiento de los procesos vitales esenciales. Esto último sería a través de la activación de un segundo mensajero (e.g. Ca^{++} , AMP_c u otro).

Natación, energía y compuestos adenilados

La singularidad más importante de las vías metabólicas que producen energía es la producción de ATP. Estas, en términos cualitativos, son independientes del sustrato que utilicen y de las moléculas que generan como subproductos. Durante el nado, el consumo de ATP se produce en la contracción mus-

cular en presencia de calcio. Como producto de la hidrólisis se forma ADP y Pi (Lehninger, 1983). Luego, a medida que la contracción muscular aumenta, también aumentan los requerimientos de ATP. Este puede ser agotado si no se mantiene el equilibrio gas-to - producción. Dicho equilibrio es uno de los grandes problemas que enfrentan los peces durante el nado prolongado de la migración (Driedzie & Hochachka, 1978).

Un enfoque termodinámico del problema anterior parte de la siguiente expresión de la energía libre de Gibbs involucrada en la hidrólisis del ATP:

$$\Delta G = \Delta G^\circ + RT \ln \frac{[ADP] [Pi]}{[ATP]}$$

donde:

ΔG = Energía libre de Gibbs.

ΔG° = Energía libre de Gibbs estándar (25°C, 1 atm, 1M).

R = Constante de los gases (0.082 l atm °K⁻¹ mol⁻¹).

T = Temperatura absoluta.

$[ADP]$ = Actividad (concentración) del Adenosin difosfato.

$[Pi]$ = Actividad (concentración) del fosfato inorgánico.

$[ATP]$ = Actividad (concentración) del Adenosin trifosfato.

Si durante el trabajo muscular no hubiere producción de ATP, la concentración de esta molécula disminuiría y aumentaría la concentración de ADP y Pi, con lo cual, el valor de la relación $[ADP] [Pi] / [ATP]$ se haría cada vez mayor, lo que daría como resultado un valor de ΔG progresivamente menos negativo. Puesto que la energía potencial para realizar trabajo debe ser siempre negativa (reacciones espontáneas), de ocurrir lo anteriormente descrito se produciría la detención del proceso cuando ΔG se hiciera igual a cero (Chopin, 1980). Bajo estas consideraciones, el nado prolongado durante la migración debe cumplir con una continua producción de ATP y remoción de ADP y Pi, de tal manera que la relación anterior mantenga su valor negativo, al menos dentro de un rango inferior a cero.

Uno de los mecanismos descritos para la mantención de la relación $[ADP] [Pi] / [ATP]$ se basa en la utilización de compuestos fosforilados y adenilados de alta energía, los que al ser almacenados en el músculo pueden estar disponibles en la medida que el trabajo muscular lo requiera. Entre este tipo de compuestos se cuenta la creatinina fosfato. Esta podría servir como un tampón para equilibrar la falta de fosfatos de alta energía al igual que el GTP (Darnell *et al.*, 1990).

El modelo actual del control del "pool de sustancias adeniladas" surge de las observaciones descritas por Driedzie & Hochachka (1978). Estas se basan en estudios realizados en peces sometidos a ejercicio, en donde se determinó las concentraciones de compuestos adenilados frente a un organismo control mantenido en reposo. Básicamente estos estudios describen lo siguiente:

1. Las concentraciones de creatinina fosfato del músculo blanco de la trucha arcoiris disminuyen en 7.35 $\mu\text{moles/g}$ después del ejercicio intenso hasta el cansancio (Tomlinson *et al.*, 1965; Driedzie & Hochachka, 1978).
2. En carpa *C. carassius*, la concentración de creatinina libre (no fosforilada) aumentó 18 $\mu\text{moles/g}$ en animales sometidos a ejercicio vigoroso (15 minutos a 85 cm/seg con animales de 15 cm de largo), pero se mantiene constante a velocidades menores (17 y 55 cm/seg) durante el nado prolongado (Johnston & Goldspink, 1973).
3. En *Gadus morhua* ejercitados hasta el cansancio (peces exhaustos), comparados con individuos en reposo, la concentración de NH_4^+ aumenta 2.5 $\mu\text{moles/g}$ (Fraser *et al.*, 1966), en tanto que la concentración de ATP disminuye en 5.08 $\mu\text{moles/g}$ y la de IMP aumenta en 4.60 $\mu\text{moles/g}$, mientras las concentraciones de ADP y AMP permanecen constantes (Jones & Murray, 1960).

En resumen, durante el trabajo muscular, las concentraciones de ADP y AMP permanecen constantes y la concentración de ATP disminuye en relación inversa con el aumento de IMP y NH_4^+ . Este hecho, sumado a la caracterización de ocho enzimas claves existentes en el tejido muscular de los peces, han permitido construir un esquema conceptual de las alteraciones metabólicas del pool de adenilato producidas durante el nado prolongado. Según Driedzie & Hochachka (*op. cit.*), estas enzimas son: a) creatininaquinasa, b) ATPasa miofibrilar, c) adenilatoquinasa, d) nucleótido difosfatoquinasa, e) succinotioquinasa, f) 5'-AMP deaminasa, g) adenilsuccinato sintetasa, h) adenilsuccinasa. Las reacciones catalizadas por estas enzimas están resumidas en la Tabla 1.

De las ocho reacciones descritas en la tabla 1, el punto más relevante descrito por los mismos autores parece ser la inhibición de la 5'-AMP deaminasa por la presencia de GTP y la inhibición de la adenilsuccinato sintetasa por GDP. Bajo este cuadro, la mantención del pool de adenilato se puede plantear de la siguiente manera: cuando las reservas y las

vías de producción de ATP y ADP tienden a agotarse (reacciones a, b, c y d, ver Tabla I), comienza a existir una acumulación neta de AMP, que por acción de masas logra detener las vías de producción de ATP (inhibición por producto). Así, para que estas vías sigan funcionando se hace necesario remover AMP y así desplazar el equilibrio. Esta remoción es favorecida por la disminución de los niveles de GTP (inhibidor de la enzima 5'-AMP deaminasa), lo que permite la producción de IMP (reacción f). La disminución de la concentración de AMP permite el desbloqueo de las vías productoras de ATP (reacciones a, b, d y d) y GTP (reacción e). La aparición de esta última molécula (o la disminución del GDP) desbloquea la adenilsuccinato sintetasa, la cual acoplada a la adenilsuccinasa (reacción g y h, ver Tabla I), cierra el ciclo regenerando AMP, permitiendo la mantención del equilibrio del pool de adenilato y su regeneración. Este ciclo está representado en la Figura 1.

Por lo expuesto anteriormente, la participación del GTP parece ser clave durante el nado "explosivo". Sin embargo, la extrapolación de la importancia de esta molécula para la mantención del equilibrio durante el nado prolongado debería ser motivo de una revisión más acuciosa.

CONCLUSIONES

El control endocrino involucrado en la migración de los peces es una materia que debería estar en el foco de futuros estudios experimentales, debido a la importancia de este tipo de moléculas en el metabolismo de los individuos y sus efectos sobre las poblaciones (e.g. niveles séricos de T_3 , T_4 , 17 β -estradiol, vitelogenina, 17 α , 20 β -Progesterona, etc). Así también, la liberación de feromonas al ambiente es un punto interesante en el contexto de este trabajo, sobre todo hoy en día cuando se disponen de mejores técnicas analíticas para su determinación y cuantificación.

Con respecto al control energético, la dualidad de los peces para producir energía utilizando el metabolismo aeróbico y/o anaeróbico, así como el tipo de combustible metabólico a utilizar durante el nado explosivo y/o prolongado (e.g. histidina en *Trachurus murphyi*), es un campo interesante en el desarrollo de la investigación a nivel fisiológico-bioquímico. Esto

podría ser relevante, sobre todo en las especies de importancia económica, debido al escaso conocimiento en estas materias que de ellas se tiene en nuestro país.

Los antecedentes presentados en esta revisión sugieren la existencia de una sincronización fisiológica en la migración de los peces como producto de la progresión de reacciones metabólicas involucradas en este proceso. Esta sincronización podría determinar la acumulación o liberación de metabolitos críticos (e.g. ácido láctico), así como la activación o inhibición de enzimas características (e.g. metabolismo anaeróbico). La determinación de estas moléculas (metabolitos o enzimas) podría ser el inicio y un indicio para la búsqueda de marcadores bioquímicos de la migración (perfiles bioquímicos de la migración). De esta forma, la existencia de marcadores bioquímicos para la migración podría aportar en el entendimiento de la problemática de la dinámica poblacional, así como en la administración de las especies migratorias de interés pesquero.

AGRADECIMIENTOS

El autor desea expresar sus sinceros agradecimientos al Dr. Ciro Oyarzún, por su excelente disposición al facilitar su colección de trabajos y a los dos revisores anónimos por sus casi inagotables críticas.

BIBLIOGRAFIA

- ALHEIT, J. & P.A. BERNAL. 1993. Effects of physical and biological changes on biomass yield of Humboldt Current System. In "Large Marine Ecosystem", pp. 53-68. Sherman K., Alexander L.M., Gold B.D. (eds.). American Association for the Advancement of Science Press, Washington D.C.
- ARCOS, D. (ed.). 1998. Biología y Ecología del Jurel en Aguas Chilenas. Instituto de Investigación Pesquera, Talcahuano, Chile. 212 págs.
- ARZHANOVA, N.V.; I.P. KANAIEVA & N.V. MORDASOVA. 1994. Condiciones oceanográficas y base alimenticia de la zona suroriental del Océano Pacífico. En "Biología y Pesca Comercial del Jurel en el Pacífico Sur", D. Arcos & A.S. Grechina (eds.) Instituto de Investigación Pesquera, Talcahuano, Chile. pp. 85- 92.
- BAYLEY, P.B. 1973. Studies on the migratory charasin *Prochilodus platensis* Holmberg, 1989 (Pisces, Characoidae) in the river Pilcomayo South America. J. Fish Biol. 5(1): 25 - 40.
- BILINSKI, E. 1974. Biochemical aspects of fish swimming. Biochem. Biophys. Perspect. Mar. Biol. 1: 239-288.
- BIRKS, E.K.; R.D. EWING & A.R. HEMMINGSEN. 1985. Migration tendency in juvenile steelhead trout, *Salmo gairdneri* Richardson, injected with thyroxine and thiourea. J. Fish Biol. 26: 291-300.
- BOEHLERT, G.W. 1981. The role of temperature and photoperiod in the ontogenetic migration of pre-juvenile *Sebastes diploproa* (Pisces: Scorpaenidae). Calif. Fish and Game. 67(3): 164 - 175.
- BONE, Q. 1966. On the function of two types of myotomal muscle fibre in elasmobranch fish. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 46: 321-350.
- BONE, Q.; N.B. MARSHALL & J.H.S. BLAXTER. 1995. Endocrine Systems. In Biology of Fishes. Published by Blackie Academic & Professional. Glasgow. pp. 195 - 218.
- CAMPOS, P.W. 1982. Estudio preliminar de la actividad de la tiroides en *Merluccius gayi* (Guichenot, 1848). Tesis para optar al grado de Licenciado en Biología Marina. Universidad de Concepción. Concepción, Chile. 41 págs.
- CARPENE, E.; A. VEGGETTI & F. MASCARELLO. 1982. Histochemical fibre types in the lateral muscle of fishes in fresh, brackish and salt water. J. Fish Biol. 20: 379 - 396.
- CASTRO, E. 1991. Métodos de control de calidad biotoxicológico en harinas de pescado. Chile Pesquero 63: 19-22.
- CHOPIN, G.R.; B. JAFFE, L. SUMMERLIN & L. JACKSON. 1980. Equilibrio Químico. En "Química". Publicaciones Cultural S.A. México. 18ª edición. pp. 308 - 319.
- CUSHING, D.H. 1975. The circuits of migration and the unity of fish stock. In Marine Ecology and Fisheries. Cambridge University Press. pp. 85-104.
- DANDO, P.R. 1969. Lactate metabolism in fish. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 49: 209-223.
- DALLA VIA, J.; G. VAN DEN THILLART, O. CATTANI & P. COTESI. 1997. Environmental versus functional hypoxia/anoxia in sole *Solea solea*: the lactate paradox revisited. Mar. Ecol. Prog. Ser. 154: 79-90.
- DARNELL, J.; H. LODISH & D. BALTIMORE. 1990. Actin, myosin, and intermediate filaments: cell movements and cell shape. In Molecular Cell Biology. International Student ed. Scientific American Books. pp. 859-902.
- DAVENPORT, J. & M.D.J. SAYER. 1993. Physiological determinants of distribution in fish. Journal of Fish Biology. 43 (A): 121-145.
- DEUSER, W.G. 1975. Reducing environments. In Chemical Oceanography. J.P. Riley & G.Skirrow (eds.), Vol. 3, Academic Press. pp. 1-37.
- DICCIONARIO ARISTOS. 1980. Diccionario Ilustrado de la Lengua Española. Ed. Sopena. España. pág. 290.
- DICKHOFF, W.W. & D. S. DARLING. 1983. Evolution of thyroid function and its control in lower vertebrates. Amer. Zool. 23: 697-707.
- DRIEDZIC, W.R. & P.W. HOCHACHKA. 1978. Metabolism in fish during exercise. In Fish Physiology. Edited by W.S. Hoar & D.J. Randall. Academic Press. Volume VII. pp. 503-536.
- DYE, H.M.; J.P. SUMPTER, U.H.M. FAGERLUND & E.M. DONALDSON. 1986. Changes in reproductive parameters during the spawning migration of pink salmon, *Oncorhynchus*

- gorbuscha* (Walbaum). J. Fish Biol. 29: 67-176.
- EZZAT, A. & S. EL-SERAFY. 1977. The migration of elvers of *Anguilla anguilla* L. in the Mex canal, Alexandria Egypt. J. Fish Biol. 11(3): 249 - 256.
- FRASER, D.I.; W.J. DYER, H.M. WEINSTEIN, J.R. DINGLE & J.A. HINES. 1966. Glycolytic metabolites and their distribution at death in the white and red muscle of cod following various degrees of antemortem muscular activity. Can. J. Biochem. 44: 1015 - 1033.
- GILL, H.S.; A.H. WEATHERLEY & T. BHESANIA. 1982. Histochemical characterization of myotomal muscle in the bluntnose minnow, *Pimephales notatus* Rafinesque. J. Fish Biol. 21: 205 - 214.
- GILLERMAN, R.G. 1980. Characterization of swimming muscle in the Atlantic mackerel, *Scomber scombrus* L. J. Fish Biol. 17: 31 - 41.
- GOOLISH, E.M. 1991a. Aerobic and anaerobic scaling in fish. Rev. E.M. 66: 33-56.
- GOOLISH, E.M. 1991b. Anaerobic swimming metabolism of fish: sit-and-wait versus active forager. Physiol. Zool. 64(2): 485 - 501.
- GORDON, M.S. & B.W. BELMAN. 1981. Pelagic Macrofauna. In: F.J. Vernberg & W.B. Vernberg. Academic Press. pp. 231-269.
- GRADOS, M.C. 1989. Variabilidad del regimen hidrico del codo peruano-chileno. Memorias del Simposio Internacional de los Recursos Vivos y las Pesquerías en el Pacífico Sudeste. CPPS Rev. Pacifico Sur (número especial): 95-105.
- GRECHINA, A.S. & D.F. ARCOS. 1995. Distribución y migración del jurel *Trachurus symmetricus murphy* (Nichols), en el Pacífico Suroriental. Gayana Oceanol. 3(1): 3-27.
- GREENSTREET, S.P.R. 1992. Migration of hatchery reared juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolt down a release ladder. 1. Environmental effects on migratory activity. J. Fish Biol. 40: 655-666.
- GREER-WALKER, M. & G.A. PULL. 1975. A survey of red and white muscle in marine fish. J. Fish Biol. 7: 295-300.
- HELLAWELL, J.M.; H. LEATHAM & G.I. WILLIAMS. 1974. The upstream migratory behaviour of salmonids in the river Frome, Dorset. J. Fish Biol. 6: 729 - 744.
- HOCHACHKA, P.W. 1980. Integrative mechanisms in hypoxia-adapted fish. In "Living without oxygen. Close and open Systems in Hypoxia Tolerance". Harvard University Press. pp. 100-116.
- HOCHACHKA, P.W.; L.T. BUCK, C.J. DOLL & S.C. LAND. 1996. Unifying theory of hypoxia tolerance: Molecular/metabolic defense and rescue mechanisms for surviving oxygen lack. Proc. Natl. Acad. Sci. Usa. 93: 9493-9498.
- HOYLE, J.; H.S. GILL & A.H. WEATHERLEY. 1986. Histochemical characterization of myotomal muscle in the glass pickerel, *Esox americanus vermiculatus* (LeSeuer), and the muskellunge, *E. masquinongy* (Mitchell). J. Fish Biol. 28: 393 - 401.
- HUDSON, R.C.L. 1973. On the function of the white muscles in teleosts at intermediate swimming speeds. J. Exp. Biol. 58: 509-522.
- HUNTER, J.R. 1971. Sustained speed of jack mackerel, *Trachurus symmetricus*. Fish Bull. 69: 267-271.
- JOHNSON, I.A. & G. GOLDSPIK. 1973. A study of the swimming performance of the crucian carp *Carassius carassius* (L.). In relation to the effects of exercise and recovery on biochemical changes in the myotomal muscles and liver. J. Fish Biol. 5: 249 - 260.
- JONES, N.R. & J. MURRAY. 1960. The acid-soluble nucleotides of codling (*Gadus callarias*) muscle. Biochem. J. 77: 567-575.
- KAMYKOWSKI, D. & S.-J. ZENTARA. 1990. Hypoxia in the world ocean as recorded in the historical data set. Deep Sea Res. 37: 1861-1864.
- KASHIRIN, K.V.; V.V. NEKRASOV, A.A. NESTEROV, N.A. NAZAROV & D.D. TORMOSOV. 1994. Migraciones. En "Biología y pesca comercial del jurel en el Pacifico Sur". Dagoberto Arcos y Alexander S. Grechina (Ed.). Instituto de Investigación Pesquera, Talcahuano, Chile.
- KRYVI, H. & G.R. TOTLAND. 1978. Fibre types in locomotory muscles of the cartilaginous fish *Chimaera mostrosa*. J. Fish Biol. 12: 257 - 265.
- LEATHERLAND, J.F.; N.E. DOWN, E.M. DONALDSON & H.M. DYE. 1989. Changes in plasma thyroid hormone levels in pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, during their spawning migration in the Fraser River (Canada). J. Fish Biol. 35: 199 - 205.
- LEHNINGER, A. 1983. Metabolismo de Proteínas. En "Bioquímica". Ediciones Omega S.A. Barcelona. España. pp. 315-350.
- LIVINGSTONE, D.R. 1983. Invertebrate and vertebrate pathway of anaerobic metabolism: evolutionary considerations. J. Geol. Soc. London, 140: 27-37.
- LIVINGSTONE, D.R. 1991. Origins and evolution of pathways of anaerobic metabolism in the animal kingdom. Amer. Zool. 31: 522-534.
- MENDOZA, N.; A. MELO, R. SAEZLER & R. VILLEGAS. 1992. Amino biogénicas en harinas de pescado y productos intermedios determinadas por HPLC con derivatización precolumna. Trabajo presentado en la Conferencia Internacional Sobre Ciencia y Tecnología de los Alimentos (CICTA-3). La Habana, Cuba. Septiembre de 1992.
- MILLIGAN, C.L. & S.S. GIRARD. 1993. Lactate metabolism in rainbow trout. J. Exp. Biol. 180: 175-193.
- MILLIGAN, C.L. & C.M. WOOD. 1986. Tissue intracellular acid-base status and the fate of lactate after exhaustive exercise in the rainbow trout. J. Exp. Biol. 123: 123-144.
- MWANGANGI, D.M. & G. MUTUNGI. 1994. The effects of temperature acclimation on the oxygen consumption and enzyme activity of red and white muscle fibres isolated from the tropical fresh water fish *Oreochromis niloticus*. J. Fish Biol. 44: 1033-1043.
- OYARZÚN, C; P.W. CAMPOS & H.R. VALERIA. 1988. Adaptaciones para la flotabilidad en *Diossostichus elegeinoides* Smitt, 1898 (Pisces, Perciformes, Nototheniidae). Inv. Pesq. (España) 52(4): 455-466.
- PAGNOTTA, A. & C.L. MILLIGAN. 1991. The role of blood glucose in the restoration of muscle glucogen during recovery from exhaustive exercise in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*). J. Exp. Biol. 161: 489-508.
- PARRISH, R.H.; C.S. NELSON & A. BAKUN. 1981. Transport

- mechanisms and reproductive success of fishes in the California Current. *Biol. Ocean.* 1(2): 175 - 203.
- PAPITSCH, M.; R.A. PATZNER & H. ADAM. 1981. Effects of Photoperiod and temperature on gonadal maturation of *Blenius* (= *Salarias*) *pavo* (Teleostei, Blennidae). *Vie Milieu* 31: 215 - 219.
- POLLOCK, B.R. 1984. Relations between migration, reproduction and nutrition in yellowfin bream *Acanthopagrus australis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 19: 17 - 23.
- PRITCHARD, A.W.; J.R. HUNTER & R. LASKER. 1971. The relation between exercise and biochemical changes in red and white muscle and liver in the jack mackerel *Trachurus symmetricus*. *Fish Bull.* 69: 379-386.
- PROCTOR, C.; P.R.L. MOSSE & R.C.L. HUDSON. 1980. A Histochemical and ultrastructural study of the development of propulsive musculature of the brown trout, *Salmo trutta* L., in relation to its swimming behaviour. *J. Fish Biol.* 16: 309 - 329.
- ROFF, D.A. 1988. The evolution of migration and some life history parameters in marine fishes. *Environ. Biol. Fishes.* 22: 133 - 146.
- SCOTT, A.P.; N.R. LILEY & E.L.M. VERMEIRSEN. 1994. Urine of reproductive mature female rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), contains a priming pheromone which enhances plasma levels of sex steroid and gonadotrophin II in males. *J. Fish Biol.* 44: 131-147.
- SERRA, R. 1991. Important life history aspects of Chilean jack mackerel, *Trachurus symmetricus murphyi*. *Invest. Pesq. (Chile).* 36: 67-83.
- SÉBERT, P.; B. SIMON & L. BARTHÉLÉMY. 1993. Hydrostatic pressure induce a state resembling histotoxic hypoxia in *Anguilla anguilla*. *Comp. Biochem. Physiol.* 105 A (2): 255-258.
- SIEVERS, H.A. & N. SILVA. 1975. Masas de agua y circulación en el Océano Pacífico Sudoriental. Latitudes 18°S.-33°S (Operación Oceanográfica "Mar Chile VIII"). *Cienc. y Tec. del Mar, CONA* 1: 7-67.
- SILVA, N. & S. NESHYBA. 1979. On the southern most extension of Peru-Chile undercurrent. *Deep Sea Res.* 26 A: 1387-1393.
- SVEDANG, H. & H. WICKSTROM. 1997. Low fat content in female silver eels: Indications of insufficient energetic stores for migration and gonadal development. *J. Fish Biol.* 50: 475-486.
- TALESARA, CH. & A.J. URFL. 1987. A histophysiological studie of muscle differentiation and growth in the common carp *Cyprinus carpio* var. *communis*. *J. Fish Biol.* 31(1): 45 - 54.
- TUFTS B.L. 1991. Acid-base regulation and blood gas transport following exhaustive exercise in an agnathan, the sea lamprey *Petromyzon marinus*. *J. Exp. Biol.* 159: 371-385.
- VAN DEN THILLART, G.; J. DALLA VIA, G. VITALI & P. CORTESI. 1994. Influence of long-term hypoxia exposure on the energy metabolism of *Solea solea*. I. Critical O₂ levels for aerobic and anaerobic metabolism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 104: 109-117.
- VALIELA, I. 1984. The carbon cycle in anoxic environments. Occurrence of anoxic conditions. In: "Marine Ecological Processes". Springer-Verlag.
- VERMEIRSEN, E.L.M.; A.P. SCOTT & N.R. LILEY. 1997. Female rainbow trout urine contains a pheromone which causes a rapid rise in plasma 17,20b-hidroxi-4-pregnan-3-ona and milt amounts in males. *J. Fish Biol.* 50: 107-119.
- VETTER, R.D.; E.A. LYNN, M. GARZA & A.S. COSTA. 1994. Depth zonation and metabolic adaptation in Dover sole, *Microstomus pacificus*, and other deep-living flatfishes: Factors that affect the sole. *Mar. Biol.* 120: 145-159.
- WARDLE, C.S.; N.M. SOOFIANI, F.G. O'NEILL, C.W. GLASS & A.D.F. JOHNSTONE. 1996. Measurements of aerobic metabolism of a school of horse mackerel at different swimming speeds. *J. Fish Biol.* 49: 854 - 862.
- WOOD, C.M.; J.D. TURNER & M.S. GRAHAM. 1983. Why do fish die after severe exercise. *J. Fish. Biol.* 22: 189-201.
- WOODHEAD, A.D. 1959. Variations in the activity of the thyroids gland of the cod, *Gadus callarias* L., in relation to its migestion in the Barents Sea. I. Seasonal changes II. The "dummy run" of the immature fish. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 38: 407-422.
- WOODHEAD, A.D. 1966. Thyroid activity in the ovoviviparous elasmobranchs *Squalus acanthias*. *J. Zool.* 148: 238-275.
- WOODHEAD, A.D. & P.C. BRYANT. 1981. A note of the distribution of ectopic thyroid tissue in live species of poeciliid fishes. *J. Fish Biol.* 21:59:62.
- YOUNGSON, A.F. & J.H. WEBB. 1993. Thyroid hormone levels in atlantic salmon (*Salmo salar*), during the return migration from the ocean to spawn. *J. Fish Biol.* 42(2): 293 - 300.
- YU, K.L. & N.Y.S. WOO. 1987. Metabolic adjustments of air-breathing teleost, *Channa maculata*, to acute and prolonged exposure to hypoxic water. *J. Fish Biol.* 31: 165-175.
- ZAMMIT, V.A. 1978. Possible relationship between energy metabolism of muscle and oxygen binding characteristics of haemocyanin of cephalopods. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 58: 421 - 4.
- ZALDIVAR, J. 1992. Criterios de calificación de harinas de pescado. *Chile Pesquero* 71: 43-47.

Fecha de recepción: 12.01.99

Fecha de aceptación: 20.10.99

TABLA I: Enzimas involucradas en la mantención de la carga de adenilato en el tejido muscular de los peces, durante el nado prolongado (*).

TABLE I: Enzymes involved in maintaining adenilate supply in fish muscle tissue, during prolonged swimming periods (*).

Nombre	N° EC	Reacción
a) Creatininaquinasa	2.7.3.2	a) Creatinina-Pi + ADP ♦ Creatinina + ATP
b) ATPasa miofibrilar	—	b) ATP ♦ ADP + Pi
c) Adenilatoquinasa	2.7.4.3	c) ADP ♦ ATP + AMP
d) nucleotido difosfatoquinasa	2.7.4.6	d) GTP + ADP ♦ GDP + ATP
e) succinocotioquinasa	6.2.1.4	e) Succinato + CoASH + GDP ♦ SuccinilCoA + GTP
f) 5'-AMP deaminasa	3.5.4.6	f) AMP @ IMP + NH ₄ ⁺
g) adenilsuccinato sintetasa	—	g) IMP + Aspartato + GPT ♦ Adenilosuccinato + GDP + Pi
h) adenilsuccinasa	—	h) Adenilosuccinato ♦ AMP + Fumarato

EC = Enzyme Commission Number.

(*) Toda la información de la Tabla I ha sido tomada desde Driedzic & Hochachka (1978).

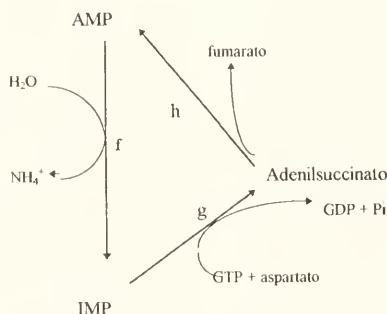


FIGURA 1: Ciclo de los nucleótidos de adenida. Las enzimas involucradas en el ciclo son, según Tabla I: (f) 5'-AMP deaminasa, (g) adenilosuccinato sintetasa, y (h) adenilosuccinasa (tomado de Driedzic & Hochachka, 1978).

FIGURE 1: The nucleotide cycle in adenide. The enzymes involved in the cycle are, according to table I: (f) 5'-AMP deaminase, (g) adenylsuccinate synthetase, and (h) adenylsuccinase (from Driedzic & Hochachka, 1978).